

УДК 630*181.352:574.34:581.4:581.55

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНОЙ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ ГРУППЫ
В УСЛОВИЯХ СУКЦЕССИОННОГО ТИПА ДИНАМИКИ
ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА**

С. А. Дубровная¹, О. И. Волков²

¹ *Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет
Россия, 420000, Казань, Татарстана, 2*

² *Казанский государственный университет культуры и искусств
Россия, 420059, Казань, Оренбургский тракт, 3
E-mail: o_v_i@pochta.ru*

Поступила в редакцию 31.03.10 г.

Изменчивость популяционной структуры видов лугово-опушечной эколого-цено-тической группы в условиях сукцессионного типа динамики лесного биогеоценоза. – Дубровная С. А., Волков О. И. – Виды лугово-опушечной эколого-цено-тической группы в лесном биогеоценозе представлены в фитоценозах различных стадиях сукцессии. Сохранение видов на занятом участке пространства при последовательно сменяющихся фитоценозах обеспечивается за счет пластичности надземных и подземных вегетативных органов растений. Перестройка надземных и подземных вегетативных органов определяет особенность демографических процессов и изменчивость онтогенетической структуры ценопопуляции.

Ключевые слова: земляника лесная, зверобой продырявленный, популяционная структура, морфологическая изменчивость.

Variability of the population structure of meadow-glade ecological-coenotic groups in the conditions of the succession type of dynamics of a wood biogeocenose. – Dubrovnaia S. A. and Volkov O. I. – The species of the meadow-glade ecologo-coenotic group in the forest biogeocenosis are presented in phytocenoses at various succession stages. Preservation of the species on the occupied space under consecutively changing phytocenoses is provided due to the plasticity of both overground and underground vegetative plant organs. Reorganization of both overground and underground vegetative organs determines a peculiarity of the demographic processes and the variability of the ontogenetic structure of a cenopopulation.

Key words: *Fragaria vesca*, *Hypericum perforatum*, population structure, morphological variability.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важных направлений популяционных исследований остается изучение жизнеспособности популяции, механизмов, определяющих устойчивое существование видов в течение длительного времени на занимаемой территории. В этой области большое значение отводится изучению демографических процессов популяций в изменяющейся среде, поскольку любое снижение численности в той же самой пропорции увеличивает возможность вымирания популяции, ведет к уменьшению генетической изменчивости (Сулей, 1989). Изучение демографических процессов, основанных на изучении цикла развития особей, способствует выявлению случайных событий, влияющих на продолжительность существования

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

популяции. В этом аспекте необходимо обратить самое пристальное внимание на среду обитания вида, поскольку именно она в большей степени оказывает влияние на жизнеспособность популяции.

Лесному биогеоценозу свойственны систематически возникающие разномасштабные деструктивные процессы, которые, циклически повторяясь во времени и пространстве, формируют сложную мозаику разновозрастного древостоя, развивающегося асинхронно. Популяционная жизнь древесных эдификаторов создает своеобразный световой, водный, почвенный режим территории, который определяет особенность существования растений нижних ярусов, а потому изучение популяционной структуры растений травяно-кустарничкового яруса целесообразно проводить в тесной привязке к популяционной жизни деревьев средообразователей.

Цель исследований – изучить механизм устойчивого существования видов лугово-опушечной эколого-ценотической группы в условиях систематического изменения растительных сообществ в процессе сукцессионного типа динамики лесного биогеоценоза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были ценопопуляции многолетних, травянистых евроазиатских видов – земляники лесной (*Fragaria vesca* Linnaeus, 1753), зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* Linnaeus, 1753). *F. vesca* – наземно-столонообразующее, короткокорневищное растение. *H. perforatum* – длиннокорневищное, корнеотпрысковое растение.

Исследования проводились в Республике Мари Эл на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» в 1996 – 2004 гг., в Республике Татарстан на Раифском участке Волжско-Камского государственного природного заповедника в 2005 – 2007 гг. Территория заповедника «Большая Кокшага» расположена в пределах лесной зоны Русской равнины в подзоне южной тайги. Раифский участок Волжско-Камского заповедника расположен на левом склоне в долине р. Волги, на четвертичных надпойменных террасах, в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

В республике Мари Эл изучались ценопопуляции в следующих фитоценозах.

ПП 1. Елово-липовый черничный лес (7Е2Л1С+Б). Примерный возраст ели 100 лет. В подросте наряду с *Picea abies* Linnaeus, 1753, *Tilia cordata* Mill, 1768, встречались *Acer platanoides* Linnaeus, 1753. В травяно-кустарничковом ярусе господствовали *Vaccinium myrtillus* Linnaeus, 1753.

ПП 2. Вырубка в елово-липовом черничном лесу. Первые исследования ценопопуляции *F. vesca* на вырубке проводили через семь лет после сплошной рубки древостоя. На момент наблюдения вырубка представляла собой облесившуюся вырубку, где подрост широколиственных и мелколиственных деревьев соседствовал с сообществом мезофитных трав. Под пологом молодых деревьев *T. cordata*, *Populus tremula* Linnaeus, 1753, *A. platanoides*, *Salix pentandra* Linnaeus, 1753 произрастали растения неморальной и бореальной эколого-ценотической группы.

ПП 3. Широколиственный молодняк. Исследования ценопопуляции земляники на вырубке (ПП2) были возобновлены через семь лет. По истечению четырна-

дцати лет на месте сведенного леса в ходе естественной сукцессии разросшийся молодняк широколиственных деревьев образовал сомкнутый полог, что способствовало переходу облесившейся вырубки в стадию молодого леса – широколиственного молодняка.

На территории Республики Татарстан были изучены следующие ценопопуляции.

ПП 4. Сосняк елово-липовый костяничный (6С2Е2Л+Б), сформированный на супесчаных почвах. В фитоценозе по структурным особенностям древесного яруса – видовому составу, биологическому возрасту, хорошо идентифицировались повторяющиеся внутриценозические группировки.

ПП 5. Суходольный луг. С учетом доминирующих видов и местоположения на рельефе луг характеризовался как полевице-мятликовый разнотравный по пологим склонам водоразделов и по водораздельным плато (Марков, 2000).

ПП 6. Мелколиственный молодняк естественного происхождения в посадках ели. Первый ярус не выражен. Ярус подлеска представлен *Betula verrucosa* Ehrh, 1791, *S. pentandra*, *T. cordata*.

Во всех фитоценозах проводили геоботанические описания. Для изучения изменчивости онтогенетической структуры, плотности, численности ценопопуляций закладывали до 30 постоянных и временных учётных площадок размером 0.5×0.5 м². Все растения фиксировали, определяли их онтогенетическое состояние. Для изучения морфологической пластичности особей в каждом местообитании отбирали не менее 30 особей средневозрастного генеративного состояния.

При описании онтогенетической структуры ценопопуляций пользовались традиционной методикой периодизации онтогенеза (Жукова, 1997). Латентный период, включающий семена, нами не исследовался. Прегенеративный период подразделялся на следующие онтогенетические состояния: проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*) и виргинильные (*v*) онтогенетические состояния. Генеративный период подразделялся на молодое генеративное (*g*₁), средневозрастное генеративное (*g*₂) и старое генеративное (*g*₃) онтогенетические состояния. В постгенеративном периоде выделяли субсенильное (*ss*) онтогенетическое состояние.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

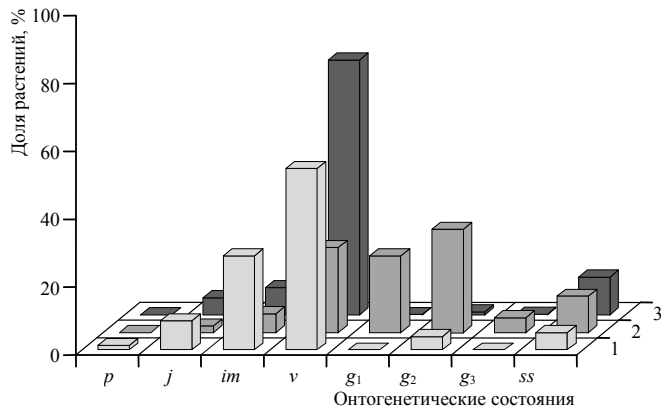
В елово-липовом черничном лесу и в сосняке елово-липовом костяничном, в условия низкой освещенности растения земляники не развивали генеративные органы, поддержание численности ценопопуляции осуществлялось, как правило, за счет низкоэффективного вегетативного размножения. Из всех растений, способных образовывать надземные столоны (*v*, *g*₁, *g*₂, *g*₃), только 3.4% приступили к вегетативному размножению (рис. 1).

В результате в климатических фитоценозах развивались ценопопуляции низкой плотности (4.9), где преобладали растения прегенеративного периода, и формировался левосторонний онтогенетический спектр (табл. 1). Подобная онтогенетическая структура характеризуется как инвазионная (Работнов, 1950).

Изучение пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляции земляники в микроценозах сосняка елово-липового костяничного выявило во всех

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

внутриценотических группировках наличие левосторонних онтогенетических спектров, с максимумами на группе особей виргинильного онтогенетического состояния. В то же время проростки земляники и особи виргинильного онтогенетического состояния семенного происхождения встречались в пределах группировки, образованной подростом *P. abies*, *T. cordata*, а также внутриценотической группировки, образованной *P. abies* в стадии жердь. В этих группировках, где освещенность не превышала 5 – 10% от фоновой и отмечалось низкое видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса, также были обнаружены проростки



Geranium pretense Linnaeus, 1753, *Knautia arvensis* Linnaeus, 1824, *R. saxatilis*, *Maianthemum bifolium* Linnaeus, 1824. Вероятно, важным фактором, способствующим прорастанию семян и развитию проростков в лесу, является снижение конкуренции между растениями травяно-кустарничкового яруса за воду и элементы минерального питания. Наличие «ненасыщенных участков» в надпочвенном покрове леса, где взаимодействие между видами явно ослаблено, представляет нормальное явление и является необходимым условием для семенного расселения лесных видов (Толмачев, 1954; Работнов, 1994).

Рис. 1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Fragaria vesca*. Растительные сообщества: 1 – сосняк елово-липовый костяничный, 2 – облесившаяся вырубка, 3 – широколиственный молодняк

Таблица 1

Сравнительная характеристика растений *Fragaria vesca* средневозрастного генеративного состояния в разных фитоценозах, некоторые демографические показатели ценопопуляций

Показатели	Местообитания			
	Елово-липовый черничный лес	Сосняк елово-липовый костяничный	Облесившаяся вырубка *	Широколиственный молодняк
Количество листьев, шт.	2.7±0.41	3.0±0.16	2.9±0.12	3.1±0.36
Количество плодов, шт.	1.5±0.17	1.9±0.32	2.6±0.15	1.1±0.10
Среднее количество образовавшихся рамет, шт.	2.1±0.13	2.8±0.19	3.1±0.23	1.9±0.20
Плотность ценопопуляции, шт./м ²	4.9	7.5	56.4	10.8

* Приведены данные для типичных однорозеточных растений земляники лесной.

Особи зверобоя в условиях сосняка елово-липового костяничного встречались крайне редко и неравномерно. Присутствие особей было приурочено к освещен-

ным лесным участкам, образованным на месте вывала перестойного древостоя. Растения цвели, однако интенсивность процесса была низкой. Среднее количество цветков, развивающихся на главном побеге, составляло 4.6 (табл. 2). В данных условиях у зверобоя из почек многолетнего подземного корневища развивались тонкие, полегающие побеги возобновления, способные к укоренению. Несмотря на то, что в условиях хвойно-широколиственных лесов развивались низко продуктивные особи земляники и зверобоя с незначительным репродуктивным потенциалом, способность к вегетативному размножению обеспечивает неопределенно долгое присутствие особей видов на занятой территории, и, кроме того, в данных сообществах отмечались важные процессы популяционной жизни растений – прорастание семян. Это чрезвычайно важно для земляники, поскольку ее семена развиваются крайне медленно. В условиях климаксовых сообществ со стабильными экологическими факторами молодые растения земляники имели возможность успешно пройти наиболее уязвимую стадию онтогенеза – стадию проростков.

Таблица 2

Сравнительная характеристика особей *Hypericum perforatum* средневозрастного генеративного состояния в разных фитоценозах, некоторые демографические показатели ценопопуляций

Показатели	Местообитание		
	Сосняк елово-липовый костяничный	Суходольный луг	Мелколиственный молодняк
Длина побега возобновления, см	39.2±2.11	46.1±1.81	57.1±3.59
Количество надземных побегов, шт.	1.9±0.47	3.4±0.30	3.3±0.85
Площадь листовой пластинки, см ²	1.3±0.35	0.9±0.07	2.7±0.47
Количество цветков	4.6±0.24	57.4±9.87	22.9±4.61
Плотность ценопопуляции, шт./м ²	0.4	13.5	6.3

На деструктивных лесных участках отмечалось изменение структуры ценопопуляции земляники и зверобоя. Они (ценопопуляции) характеризовались высокой

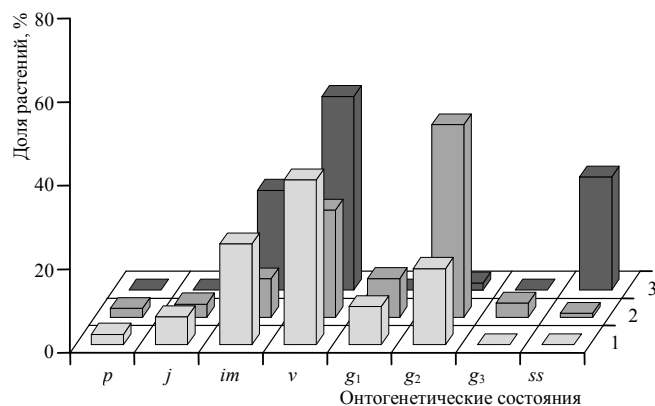


Рис. 2. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Hypericum perforatum*. Растительные сообщества: 1 – мелколиственный молодняк, 2 – суходольный луг, 3 – сосняк елово-липовый костяничный

численностью, высокой долей растений, приступивших к половому и вегетативному размножению. Онтогенетические спектры ценопопуляций характеризовались двумя максимумами; на группе особей средневозрастного генеративного состояния и группе особей прегенеративного периода (рис. 2). Увеличение численности ценопопуляции земляники связано с интенсивны-

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

ми процессами вегетативного размножения (табл. 3). На облесившейся вырубке плотность ценопопуляции составляла 56.4, пространственная структура ценопопуляции характеризовалась ярко выраженной контагиозностью ($K_d = 94$).

Таблица 3

Сравнительная характеристика растений *Fragaria vesca*
средневозрастного генеративного состояния

Показатели	Количество листьев, шт.	Количество плодов, шт.	Количество рамет, шт.	Доля растений, образующих столоны, %
Однорозеточные	2.9±0.12	2.6±0.15	3.1±0.23	21.7
Многорозеточные	9.3±0.54	6.0±0.39	4.0±0.51	48.2

Увеличение численности ценопопуляции зверобоя было обусловлено массовым прорастанием семян на обнаженных участках почвы. В условиях открытых сообществ мелкие семена хорошо расселяются воздушными массами. В условиях лесных сообществ перенесение семян ограничено. Однако формирование высокопродуктивных ценопопуляций зверобоя, наблюдаемых на нарушенных лесных участках, позволяет предположить, что источниками семян могли быть особи зверобоя, произрастающие в непосредственной близости. А потому редкие, разрозненные скопления зверобоя, наблюдаемые в климаксовых сообществах, представляли собой необходимый потенциал для развития высокопродуктивных ценопопуляций зверобоя. Быстрая перестройка онтогенетической и функциональной структуры ценопопуляций изучаемых видов была связана с изменениями морфологической структуры вегетативных органов особей вида. Так, у земляники на облесившейся вырубке формировались многорозеточные растения (рис. 3). На основе статистического анализа было показано, что многорозеточные растения распределялись на последовательных площадках трансекты не случайно ($\chi^2 = 50.937$; $v = 25$; $P > 0.005$).

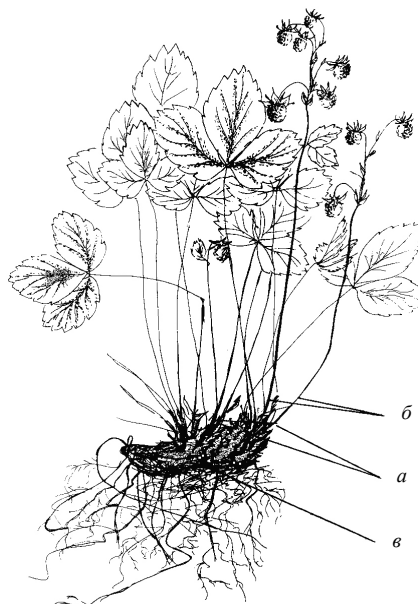


Рис. 3. Внешнее строение многорозеточного растения земляники лесной средневозрастного генеративного состояния: *a* – розеточные побеги, *б* – генеративные побеги, *в* – эпигеогенное корневище

Частота многорозеточных растений на трансекте положительно скоррелирована с освещенностью, содержанием азота в почве и отрицательно скоррелирована с кислотностью и переменностью увлажнения почвы. На отдельных площадках трансекты доля многорозеточных растений составляла 40 – 70%. У многорозеточных растений на коротком корневище отмечали одновременное развитие большого количе-

ства побегов возобновления (розеток). У особей средневозрастного генеративного состояния одновременно развивалось до 12 розеток. Поскольку каждая розетка многорозеточного растения способна формировать генеративные побеги и побеги вегетативного размножения, многорозеточные растения образовывали значительно больше плодов в расчете на одно растение, количество рамет, образуемых ими в сезон, было также существенно выше (см. табл. 3), чем у однорозеточных растений аналогичного возрастного состояния (Дубровная, Глотов, 2007; Дубровная, 2009).

Мощные растения зверобоя с хорошо выраженной генеративной сферой формировались в условиях высокой освещенности на лесных полянах, на суходольных лугах. Здесь у особей зверобоя одновременно развивалось 1 – 3 побега возобновления, на которых образовывалось большое количество цветков – 57,4 шт. (см. табл. 2). Поскольку все почки на побегах возобновления реализовывались в генеративные побеги, ассимилирующая функция реализовывалась за счет боковых побегов обогащения, развивающихся в основании побегов возобновления. Среднее количество надземных побегов составило 3,4, у отдельных особей развивалось до 8 побегов. Анатомио-морфологический анализ показал, что основание побега возобновления представляло собой многолетнюю часть, насчитывалось до 4 годичных колец, что свидетельствовало о формировании у зверобоя полукустарничковой жизненной формы (рис. 4). В условиях целостного травяно-кустарничкового яруса семена зверобоя не прорастали, появление в ценопопуляции растений прегенеративного периода –

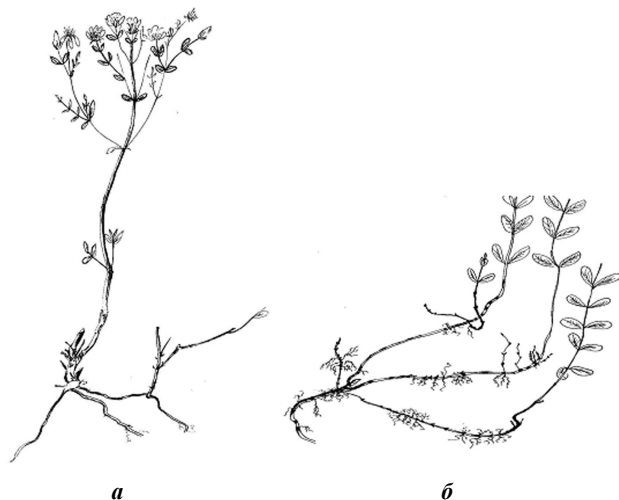


Рис. 4. Морфологическая пластичность *Hypericum perforatum* в разных фитоценозах: *а* – полукустарничковая, корнеотпрысковая; *б* – длиннокорневищная наземноползучая жизненная форма

ценопопуляции высокой численности, развивались высокопродуктивные особи, происходили интенсивные процессы полового размножения.

имматурного и виргинильного онтогенетических состояний, осуществлялось в процессе вегетативного размножения. До 12% всех исследованных растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния на суходольном лугу образовывали корнеотпрысковые побеги. Значение деструктивной стадии в популяционной жизни лесных видов крайне велико. Это участки, где в условиях высокой освещенности и снятия конкурентного давления со стороны растений средообразователей формировались

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

Постепенное зарастание мелколиственными древесными видами лесных полян, вырубок, пожарищ приводило к ухудшению режима освещенности, что способствовало изменению морфологической структуры особей и вело к изменению демографических процессов в ценопопуляции и структуре самой ценопопуляции. При зарастании вырубки на стадии широколиственного молодняка в ценопопуляции земляники отмечали уменьшение плотности, полное исчезновение многоцветочных растений, снижение доли растений генеративного периода, выпадение из ценопопуляции особей постгенеративного периода. Отмечалось формирование левостороннего онтогенетического спектра (см. рис. 1), аналогичного онтогенетическому спектру в климаксовых сообществах.

У зверобоя на стадии мелколиственного молодняка формировались особи с длинными наземными побегами. Однако в условиях низкой освещенности степень реализации генеративной сферы была существенно ниже, чем у растений, произраставших на суходольном лугу (см. табл. 2). Образовавшиеся побеги возобновления и боковые побеги обогащения имели плагиотропное положение, формировали корневую систему, что приводило к формированию наземнополегающей длиннокорневищной жизненной формы (см. рис. 4). Из всех образовавшихся в сезоне побегов 34% разворачивались из спящих почек многолетней части корневища, календарный возраст которых составлял более пяти лет. Онтогенетический спектр ценопопуляции зверобоя имел левосторонний характер, с максимумом на растениях прегенеративного периода (см. рис. 2). Таким образом, в условиях ухудшения режима освещенности у растений лугово-опушечной эколого-ценотической группы отмечали изменение процесса побегообразования, снижение интенсивности полового и вегетативного размножения, что отражало ухудшение состояния вида в сообществе.

Проведенные исследования позволяют сделать следующие заключения и выводы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для изученных травянистых лесных видов наблюдалось чередование циклов популяционной активности, обусловленных совокупностью эколого-ценотических условий различных этапов сукцессии лесного биогеоценоза. На стадии высокой популяционной активности видов формировались мощные особи, которые вносили большой вклад в поддержание численности ценопопуляции, обеспечивали расселение вида на новые территории. В свою очередь, на стадии низкой популяционной активности развивались особи низкой жизнеспособности, образующие минимальное количество органов полового размножения и вегетативных органов, обеспечивающих их расселение и размножение. Наблюдаемые изменения отражались на показателях онтогенетической и функциональной структуры ценопопуляции. Сохранение особей вида, существующих даже на низком уровне жизнеспособности, – важный механизм выживания вида в растительном сообществе, поскольку они (особи низкой жизнеспособности) являются необходимым потенциалом для формирования высокопродуктивных ценопопуляций при изменении эколого-ценотических условий.

1. Устойчивое существование видов лугово-опушечной эколого-ценотической группы в составе лесного биогеоценоза в значительной степени определялось морфологической пластичностью надземных и подземных органов растений, обеспечивающих выживание особей вида на освоенном пространстве, при последовательно сменяющихся фитоценозах.

2. Существование в едином временном интервале фитоценозов, соответствующих разным стадиям сукцессии лесного сообщества, обеспечивало успешный оборот поколений изучаемых видов лугово-опушечной свиты и определяло их устойчивое состояние в биогеоценозе леса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дубровная С. А. Морфологическая изменчивость *Fragaria vesca* (Rosaceae) в республике Марий Эл // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 2. С. 8 – 16.

Дубровная С. А., Глотов Н. В. Морфологическая пластичность земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) как механизм устойчивого существования популяции // Науч. тр. гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола : Изд-во Марийск. гос. техн. ун-та, 2007. Вып. 2. С. 151 – 172.

Жукова Л. А. Онтогенетический атлас лекарственных растений : учеб. пособие. Йошкар-Ола : Изд-во Марийск. гос. ун-та, 1997. 240 с.

Марков М. В. Избранные труды / под ред. Т. Н. Добрецовоой, А. С. Казанцевой, Т. В. Роговой, А. П. Ситникова. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 2000. 451 с.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Т. 1. С. 465 – 483.

Работнов Т. А. Еловый лес как трехстадийная сукцессионная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 2. С. 53 – 60.

Сулей М. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М. : Мир, 1989. 224 с.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 155 с.